

学校编码: 10384

密级\_\_\_\_\_

学 号: 22420061152317

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

小孔蛸群体遗传多样性及线粒体基因  
序列研究

Studies on Mitochondrial DNA Sequences and Population  
Genetic Diversity of *Cistopus* sp.

杨秋玲

指导教师姓名: 苏 永 全 教 授

专 业 名 称: 海 洋 生 物 学

论文提交日期: 2009 年 09 月

论文答辩时间: 2009 年 09 月

2009 年 09 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为( )课题( )的研究成果,获得( )课题( )经费或实验室的资助,在( )实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

## 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文(包括纸质版和电子版)，允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

(        )1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，于  
年    月    日解密，解密后适用上述授权。

(        )2. 不保密，适用上述授权。

(请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。)

声明人(签名)：

年    月    日

目录

中文摘要 ..... I

英文摘要 ..... III

第一章 绪言 ..... 1

    1 头足类线粒体基因组概述 ..... 1

        1.1 线粒体的起源与进化 ..... 1

        1.2 头足类线粒体基因的组成和结构特征 ..... 2

        1.3 头足类线粒体基因的遗传特征 ..... 3

        1.4 头足类线粒体各基因的进化特点 ..... 7

        1.5 头足类线粒体基因的研究意义及其应用 ..... 11

        1.6 线粒体基因的研究方法 ..... 13

    2 蛸类线粒体 DNA 研究进展 ..... 14

        2.1 蛸类简介 ..... 14

        2.2 蛸类 mtDNA 的研究现状 ..... 14

    3 研究对象介绍 ..... 15

        3.1 小孔蛸简介 ..... 15

    4 本研究的目的是与意义 ..... 18

第二章 材料与方法 ..... 20

    1 材料 ..... 20

        1.1 样品的采集与鉴定 ..... 20

        1.2 主要仪器 ..... 21

        1.3 主要试剂 ..... 21

        1.4 常用溶液配制 ..... 22

    2 方法 ..... 23

        2.1 总 DNA 提取方法 ..... 23

        2.2 PCR 引物的设计 ..... 24

        2.3 PCR 扩增 ..... 26

        2.4 琼脂糖凝胶电泳 ..... 26

        2.5 PCR 产物的回收和纯化 ..... 27

        2.6 序列测定 ..... 27

        2.7 序列拼接及全序列的分析 ..... 27

        2.8 比较进化分析 ..... 28

        2.9 系统进化 ..... 28

        2.10 群体遗传分析 ..... 29

第三章 实验结果 ..... 30

1 小孔蛸总 DNA 提取结果.....	30
2 东南沿海小孔蛸 16S RNA 和 CO1 部分序列 .....	30
2.1 序列特性及碱基组成 .....	30
2.2 单元型 .....	33
3 小孔蛸线粒体 DNA 的 PCR 扩增结果 .....	34
4 测序结果与序列拼接 .....	35
5 碱基组成 .....	35
6 基因组成与定位 .....	36
7 限制性内切酶酶切图谱分析 .....	37
8 线粒体 DNA 中各类基因的分析.....	39
8.1 蛋白质编码基因 .....	39
8.2 tRNA 基因 .....	42
8.3 rRNA 基因 .....	48
第四章 讨论 .....	49
1 东南沿海小孔蛸群体遗传分析 .....	49
1.1 序列特性和单倍型 .....	49
1.2 系统树 .....	49
2 蛸类线粒体基因的进化比较 .....	52
2.1 小孔蛸、真蛸和短蛸线粒体各类基因的进化速率比较 .....	52
2.2 小孔蛸、真蛸和短蛸的分歧时间 .....	55
3 头足类系统进化及蛸类在头足类中的进化地位 .....	57
3.1 头足类线粒体基因组长度及结构特征 .....	57
3.2 头足类系统进化分析 .....	59
参考文献 .....	61
致谢语 .....	69

## CONTENTS

<b>Abstract in Chinese .....</b>	<b>I</b>
<b>Abstract in English .....</b>	<b>III</b>
<b>Chapter 1 Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>1 Review in mitochondrial genome of Cephalopoda.....</b>	<b>1</b>
1.1 Origin and evolution of mitochondrion.....	1
1.2 Organization and structure of Cephalopoda mitochondrial genome...	2
1.3 Genetic features of Cephalopoda mitochondrial genome .....	3
1.4 Evolutionary features of Cephalopoda mitochondrial genes .....	7
1.5 Significance and application of Cephalopoda mtDNA.....	11
1.6 Research approaches of Cephalopoda mitochondrial genome.....	13
<b>2 Research progress of Octopoda mtDNA .....</b>	<b>14</b>
2.1 Introduction of Octopoda .....	14
2.2 Research status of Octopoda mtDNA .....	14
<b>3 Introduction of the researching objects.....</b>	<b>15</b>
3.1 Introduction of <i>Cistopus</i> sp.....	15
<b>4 Purpose and significance of the research.....</b>	<b>18</b>
<b>Chapter 2 Materials and methods.....</b>	<b>20</b>
<b>1 Materials .....</b>	<b>20</b>
1.1 Sample collection and identification.....	20
1.2 Main apparatus.....	21
1.3 Main reagents.....	21
1.4 Confection of solution in common use.....	22
<b>2 Methods .....</b>	<b>23</b>
2.1 Methods of DNA extraction.....	23
2.2 Primers design.....	24
2.3 PCR amplification .....	26

2.4 Electrophoresis .....	26
2.5 Purification of PCR products.....	27
2.6 Sequencing .....	27
2.7 Sequences analysis .....	27
2.8 Comparative evolution analysis.....	28
2.9 Phylogenetic analysis .....	28
2.10 Genetic diversity analysis .....	29
<b>Chapter 3 Results and Analysis.....</b>	<b>30</b>
<b>1 Results of DNA extraction of <i>Cistopus</i> sp.....</b>	<b>30</b>
<b>2 16S rRNA and CO1 Gene Fragments of <i>Cistopus</i> sp. ....</b>	<b>30</b>
2.1 Genetic features and nucleotide composition.....	30
2.2 Haplotype analysis.....	33
<b>3 Results of PCR amplification of <i>Cistopus</i> sp.....</b>	<b>34</b>
<b>4 Results of sequencing.....</b>	<b>35</b>
<b>5 Nucleotide composition.....</b>	<b>35</b>
<b>6 Composition and location of genes.....</b>	<b>36</b>
<b>7 Analysis of restriction enzyme.....</b>	<b>37</b>
<b>8 Analysis of all types of genes in mitochondrial sequences.....</b>	<b>39</b>
8.1 protein-coding genes.....	39
8.2 tRNA genes.....	42
8.3 rRNA genes.....	48
<b>Chapter 4 Discussion.....</b>	<b>49</b>
<b>1 Genetic diversity in five populations of <i>Cistopus</i> sp.....</b>	<b>49</b>
1.1 Genetic features and haplotype analysis.....	49
1.2 Phylogenic analysis .....	49
<b>2 Evolutionary compare of Octopoda mitochondrial sequences.....</b>	<b>52</b>
2.1 Compare of evolution rates of <i>Cistopus</i> sp., <i>O.vulgaris</i> and <i>O.cellatus</i> mitogenome sequences .....	52

2.2 Divergence time of <i>Cistopus</i> sp., <i>O.vulgaris</i> and <i>O.cellatus</i> .....	55
<b>3 Phylogeny of Cephalopoda and the evolutionary position of Octopoda in Cephalopoda.....</b>	<b>57</b>
3.1 Length and organization of the mitochondrial genome of Cephalopoda.....	57
3.2 Phylogenetic analysis of Cephalopoda.....	59
<b>References .....</b>	<b>61</b>
<b>Acknowledgements .....</b>	<b>69</b>



## 摘 要

本文通过设计 12 对巢式引物进行 PCR 扩增并测序, 首次获得并分析小孔蛸 (*Cistopus* sp.) 线粒体基因大片段序列, 探讨蛸类线粒体 DNA (Mitochondrial DNA, mtDNA) 分子进化的特点, 并结合头足类其它种类的 mtDNA 进行了线粒体全基因组水平的系统发育分析。主要结果如下:

1. 小孔蛸 mtDNA 大片段序列长度为 14078bp, 包括 13 个蛋白质编码基因, 2 个 rRNA 基因和 15 个 tRNA 基因, 其中 CO3 基因和 12S rRNA 基因都只有部分序列。在碱基组成上呈现显著的反 G 偏倚且主要表现在由 H 链编码的 7 个蛋白质基因中 (ATP6、ATP8、CO1、CO2、CO3、ND2、ND3), 而有 L 链编码的 6 个基因 (Cyt *b*、ND1、ND4、ND4L、ND5、ND6) 则出现反 C 和反 A 偏倚。小孔蛸所有蛋白质编码基因的起始密码子均相同, 都为标准起始密码子 ATG。相对地, 终止密码子的使用却不尽相同: 小孔蛸以 TAG 和单个密码子 T 终止的蛋白质分别有 2 个 (ND1、ND6) 和 4 个 (CO2、Cyt *b*、ND3、ND5), 其它基因都是以密码子 TAA 终止的。15 个 tRNA 中, 除了 tRNA-Ser (GCT)、tRNA-Ile、tRNA-His、tRNA-Arg 四个基因, 其余 11 个 tRNA 都能形成三叶草结构; 各个臂和反密码子环较保守, 主要的长度变异集中在 DHU 环和 TΨC 环。

2. 比较分析目前蛸类已知的 2 个种类 (真蛸 *Octopus vulgaris* 和短蛸 *Octopus ocellatus*) 的线粒体基因组和小孔蛸线粒体基因序列, 结果表明几类基因和区域的进化速率是: rRNA 和 tRNA < 蛋白质编码基因。13 个蛋白质编码基因按变异大小可以分为 3 类: 第一类是进化最慢的 CO1、CO2 和 Cyt *b*, 第二类是进化一般的 CO3、ND1、ND4、ND4L、ATP6、ND2、ND3 和 ND5, 第三类是进化最快的 ATP8 和 ND6。15 个 tRNA 中进化得最快的是 tRNA-Pro、tRNA-Ser (TGA)。通过线粒体序列估算小孔蛸和短蛸分歧时间约为 14.2 百万年, 而真蛸-小孔蛸和真蛸-短蛸的分歧时间分别为 16.6 和 16.8 百万年。

3. 结合目前已知的头足类线粒体基因组序列数据, 以 *Katharina tunicata* 为外群, 构建了 13 种头足类线粒体基因全序列和小孔蛸线粒体长序列的 MP 系统树。结果表明: (1) 八腕目和幽灵目亲缘关系较近, 形成一单元支; (2) 蛸科的 3 个种类, 闭眼亚目的 2 个种类, 乌贼科的 2 个种类和开眼亚目 2 个科的 3 个种类都各自聚为单系群; (3) 枪形目、鹦鹉螺目和乌贼目形成一个单元群, 但开眼

亚目武装乌贼科的莹乌贼除外。

4. 以线粒体 DNA 16S rRNA 和 CO1 基因序列对福建、浙江沿海分布的 5 个小孔蛸(*Cistopus* sp.)群体进行了遗传多样性研究。结果表明: 序列总长度分别为 497–501bp(16S rRNA)和 652bp(CO1); 小孔蛸 5 个群体的序列碱基组成均显示出较高的 A+T 含量(16S rRNA 基因 72.1%; CO1 基因 65.9%)。16S rRNA 基因片段在种内和群体间个体差异均较小, 5 个群体共检测到 8 个变异位点(其中 7 个插入/缺失位点); CO1 基因序列不存在插入/缺失位点, 群体内个体间变异位点数为 21 个。系统进化树表明宁德群体和象山群体与其它 3 个群体的亲缘关系较远, 但存在基因交流。线粒体 16S rRNA 和 CO1 基因在群体间无显著多态性分布。

**关键词:** 小孔蛸; 线粒体基因; 遗传多样性

## Abstract

By designing 12 pairs of primers used in nest PCR and sequencing, we obtained a long fragment of the mitochondrial genome of *Cistopus* sp.. The sequences were analyzed to discuss the mtDNA evolutionary characteristics of Octopodidae and the phylogenetic relationship of some Cephalopode species. The results were shown as follows:

1. The long mitochondrial sequences length of *Cistopus* sp. was 14078bp. The sequences contented consist of the 13 protein-coding genes, 2 rRNAs, 15 tRNAs, including part sequences of the CO3 and 12S rRNA. The nucleotide composition showed a nucleotide bias against G especially in the seven protein-coding genes (ATP6、ATP8、CO1、CO2、CO3、ND2、ND3) encoded by the H-strand, while showed a nucleotide bias against A and C in the six protein-coding genes (Cyt *b*、ND1、ND4、ND4L、ND5、ND6) encoded by the L-strand. All the 13 protein-coding genes of the *Cistopus* sp. shared the same initiation codons (ATG). The usage of termination codons included TAA, TAG and T, which two genes (ND1、ND6) and four genes (CO2、Cyt *b*、ND3、ND5) were TAG and T, respectively; and other seven protein-coding genes were all TAA. Among the 15 tRNAs, except tRNA-Ser (GCT)、tRNA-Ile、tRNA-His、tRNA-Arg, the other 11 tRNAs had clover second structure with conservative arms and anticodon loop but variabed DHU loop and TΨC loop.

2. The comparison of mitogenome sequences of the 2 known Octopodidae species (*Octopus vulgaris* and *Octopus ocellatus*) and the mitochondrial sequences of *Cistopus* sp. showed the relative evolution rates of mtDNA regions: rRNA, tRNA < protein coding genes. 13 protein-coding genes could be divided into 3 types according to their evolution rates: CO1, CO2, Cyt *b* < CO3, ND1, ND4, ND4L, ATP6, ND2, ND3, ND5 < ATP8, ND6. Among 15 tRNAs, tRNA-Pro and tRNA-Ser (TGA) showed the fastest evolution rates. The complete mitochondrial sequences of these 3 species were used to estimate their divergence time. The result of such analysis showed that the divergence time of *Cistopus* sp. and *O. ocellatus* dates back to 14.2MY, and the divergence time of *O. vulgaris* and these two other species (*Cistopus*

sp. and *O. ocellatus* ) were about 16.6 and 16.8 MY, respectively.

3. With *Katharina tunicata* as the designated outgroup, phylogenetic tree, which invoked additional mitogenome sequences of other Cephalopode speices from GenBank, was constructed based on the maximum-parsimony (MP) methods. Several conclusions were drawn from the DNA sequences analysis: (1) the monophyly of Octopoda + Vampyromorpha (Octopodiformes) was more strongly supported than the monophyly of Decapodiformes + Vampyromorpha or Octopoda + Decapodiformes; (2) the 3 species of family Octopodidae, 2 species of suborder Myopsida, 2 species of family Sepiidae and 3 species of suborder Oegopsida showed monophyly severally; (3) All the species of Order Teuthoidea, Order Nautilida and Order Sepioidea showed a monophylogetic group, except the *Watasenia scintillans* of family Enoploteuthidae.

4. Sequences of 16S rRNA and CO1 gene fragments in mtDNA of *Cistopus* sp. from Xiangshan (XS), Wenling (WL), Ningde (ND), Putian (PT) and Xiamen (XM) in the East China Sea were compared by PCR and direct sequencing. Nucleotide sequences of 497-501bp for 16S rRNA gene and 652bp for CO1 gene were obtained, respectively. The two sequences all showed a high percentage of A + T base composition. Alignment indicated that variation level of intra-populations was very low in both genes. Eight variable sites were detected for 16S rRNA gene fragment(of which seven were indels)across the five populations. 21 polymorphic sites were detected in CO1 gene fragments among the five populations, with no indels. The NJ and UPGMA phylogenetic trees showed that no remarkable genetic difference was observed among those populations.

**Key words:** *Cistopus* sp.; mitochondrial DNA; genetic diversity.

## 第一章 绪 言

### 1 头足类线粒体基因组概述

#### 1.1 线粒体的起源与进化

线粒体是普遍存在于真核生物细胞中能将有机物转化为细胞生命活动的直接能源的一种半自主性细胞器，它具有环状 DNA 及自身转录 RNA 与翻译蛋白质。线粒体本身的遗传物质线粒体基因组的发现为细胞信息结构的研究揭开了新的一页，很多学者把线粒体的遗传信息系统称为真核细胞的第二遗传信息系统(瞿中和, 1982)。

“内共生起源学说”是目前人们解释真核细胞中细胞器起源的最普遍的假说，已有多方面的证据显示线粒体与现代真细菌中的紫色非硫光合细菌相似，表明线粒体是源于这类真细菌的原始祖先。这类细菌含有进行三羧酸循环所需的酶系及电子传递链，能够进行糖酵解并利用氧气将丙酮酸进一步分解获得更多能量。这种细菌被原始真核细胞吞噬后，与宿主细胞间形成共生关系，为宿主提供充分的能量，而真核细胞则提供稳定的环境和更多的原料。已进入内共生状态的线粒体祖先的基因组在进化过程中，把相当部分的基因转移到宿主细胞的核中，好氧细菌逐步丧失了独立性，形成了线粒体的半自主性。这种互利的共生关系随着进化的过程稳定下来，原始真核细胞内的这种细菌也就逐渐演变为具有特殊功能的细胞器——线粒体(Margulis, 1970)。

线粒体基因组沿着小基因组方向与大基因组方向 2 种途径发展。向小基因组进化的以后生动物为代表，也包括具较小基因组的原核生物、藻类和真菌，以不再含有或只有很少重复序列和内含子等非编码成分为特点。而向大基因组进化的以高等植物为代表，也包括一些具有较大基因组的低等真核生物，以含有较多甚至大量重复序列和内含子为特点。事实上，线粒体基因组的结构在不同生物中的差异和特点可以在很大程度上用这 2 种进化途径来说明。动物的线粒体基因组很小，不存在重复序列和内含子；而植物的线粒体基因组很大，重复序列和内含子均存在，并占基因组相当重要的比例，基因组的结构也变化较大。原生动物、藻类和真菌中，较小基因组的结构模式偏向于动物型，重复序列或内含子的存在可以看作是一种“遗迹”，是对认为线粒体祖先的基因组中含有重复序列、内含子的支持；较大基因组的结构模式则偏向于植物型，并且处于一种变化动态(如真

菌中的内含子结构)。这是线粒体基因组的进化从总体上所遵循的 2 种途径。当然各类生物还有不少各自的特点,如基因组的重组,而且在一些进化末枝中,也存在一些基因组近代的变化,如基因组片段的扩增、缺失等,这可能与某些同一属,甚至同种中的基因组大小、结构变化较大有关。

此外,mtDNA 可向核基因组转座插入。纤毛虫等属于真核生物,但它们体内并没有线粒体存在。在对原生动物 Diplomonad *Giardia Lamblia* 和 Parabasalid *Trichomonas vaginalis* 的细胞核编码的 Valyl 转移 RNA 合成酶(该酶被认为是具有线粒体起源的酶类)进行的进化分析表明,现在一些无线粒体的动物曾经历拥有线粒体的时期。这一事实造成人们对广为接受的内共生进化学说新的理解 (Hashimoto and Sanchez, 1998)。

## 1.2 头足类线粒体基因的组成和结构特征

头足类(cephalopods)遍布世界各大洋,在分类上属软体动物门头足纲动物,主要包括乌贼、枪乌贼、柔鱼和蛸四大类,全部海产。现存的头足类种类有 983 种,共计 206 属,有效种名的 650 种左右(Okutani T, 1995)。头足类在系统演化过程中具有重要的地位,同时也是世界主要的海洋渔业之一,尤其在无脊椎动物中占有重要地位,为世界各国人民所喜爱。我国是世界捕捞头足类的主要国家之一,而且有丰富的种质资源,已发现的种类达 95 种,分属 6 目,21 科,45 属(郑元甲等, 1999)。由于过度捕捞,一些重要经济物种,特别是近岸种类的产量在过去 20 年来急剧下降。世界消费者对头足类的需求却有增无减,供求关系的严重失衡使得头足类的养殖作为资源恢复的重要手段受到广泛关注,蛸类则成为头足类中最受关注的养殖对象之一(林祥志等, 2006)。据联合国粮农组织(FAO)统计,2000 年世界头足类总产量超过  $3.6 \times 10^6$  t。

后生动物 mtDNA,呈双链共价闭合环状,而一些水螅类具有 1-2 个线性分子除外(Warrior and Gall, 1985; Bridge et al., 1992)。头足类 mtDNA 的与其它后生动物 mtDNA 一样,呈双链共价闭合环状,是细胞核外具自主复制,转录和翻译能力的遗传因子。根据 G+T 含量的不同,将 mtDNA 的两条链中 G+T 含量低的称为轻链(L 链),反之称为重链(H 链)。后生动物 mtDNA 分子量大小从 14-42kb(Moritz et al., 1987; Wolstenholme, 1992; Snyder et al., 1987),

大小差异的主要原因是非编码区的长度不同,但也有可能是编码区的复制和增殖不同的原因(Azevedo and Hyman, 1993; Fuller and Zouros, 1993; Moritz and Brown, 1986, 1987; Zevering et al., 1991)。目前, GenBank 已收录了 13 种头足类 mtDNA 的全序列, 其中蛸类 2 种, 枪形目 7 种, 乌贼类 2 种, 鹦鹉螺类 1 种, 幽灵类 1 种。它们的分子量大小在 15617–20324bp 之间, 平均值为 17777bp, 大多数集中在  $17211 \pm 300$ bp。

头足类 mtDNA 基因组成与其它后生动物类似, 包括 2 个 rRNA 基因, 22 个 tRNA 编码基因, 13 个蛋白质编码基因, 但开眼亚目的两个物种, 太平洋褶柔鱼 (*Todarodes pacificus*) 和莹乌贼 (*Watasenia scintillans*) 有点不同 (Boore, 1999; Yokobori et al., 2004)。这两个物种具有 18 个蛋白质编码基因, 23 个 tRNA 编码基因, 主要是多了一个复制单元 (C01、C02、C03、ATP6、ATP8 和 trnD)。蛋白质编码基因分别为氢化辅酶 I (NADH) 脱氢酶的 7 个亚基 (ND1, ND2, ND3, ND4, ND4L, ND5, ND6), 细胞色素 b (Cyt b), 细胞色素 c 氧化酶的 3 个亚基 (C01, C02 和 C03), ATP 合成酶的 2 个亚基 (ATPase6 和 ATPase8)。2 个 rRNA 基因为 12S rRNA 和 16S rRNA 基因。22 个 tRNA 基因编码的氨基酸分别为: Pro, Thr, Glu, Leu, Ser, His, Arg, Gly, Lys, Asp, Ser, Tyr, Cys, Asn, Ala, Trp, Met, Gln, Ile, Leu, Val, Phe。头足类 tRNA 不仅种间序列存在差异, 基因的排列顺序也有变化 (Yokobori et al., 2007; Boore, 2006; Tomita et al., 2001)。目前发现少数几个种类的 mtDNA 基因排列结构相似。如真蛸、短蛸和幽灵蛸的 tRNA 排列顺序是相同的 (Yokobori et al., 2007; Boore, 2006); tRNA 具基因重排, 如 *Katharina tunicata* 和幽灵蛸、真蛸 trnP 和 trnD 之间的转换和插入 (Yokobori et al., 2007)。

### 1.3 头足类线粒体基因的遗传特征

#### 1.3.1 分子较小

线粒体基因组和核基因组相比, 其分子量比较小, 只是占总 DNA 的 1% 左右, 但拷贝数比较多, 每一个细胞中有大约 1000–10000 个线粒体 DNA 拷贝, 容易从组织中提纯。从已报道的头足类线粒体基因组全序列可知, 其长度约在 15.6kb–20.0kb 之间。mtDNA 长度有变异, 这种变异可以在不同种, 同种不同个

体间以及同一个体内观察到,大小差异的主要原因是非编码区的长度不同,但也有可能是编码区的复制和增殖不同的原因。

### 1.3.2 编码体系简单

线粒体的一些基因缺少终止密码子,仅以 T 或 TA 结尾,全终止密码子是在 RNA 加工期间通过 mRNA 的聚腺苷酸化产生的 (Anderson et al., 1981; Ojala et al., 1981)。

动物线粒体基因组遗传密码的使用存在偏向性(bias)。密码子的第三位碱基为 A、C 的比例明显高于 G、T,其中 A 的比例最高,在 33.4–42.2%之间, G 最低,在 3.8–8.9%之间。另外,密码子的第二位碱基为嘧啶的比例(68.0%左右)明显高于嘌呤,由于 NYN 类型的密码子多编码疏水氨基酸,所以嘧啶的偏向性直接反映了线粒体基因组编码的蛋白质氨基酸组成中疏水氨基酸的偏向性,另外这些蛋白质都是与线粒体内膜结合的呼吸链组分,因此疏水氨基酸的偏向性与其功能是相适应的 (Tzeng et al., 1992; Zardoya et al., 1996, 1997; Lee et al., 1995; Noack et al., 1996)。

### 1.3.3 母系遗传

通常动物 mtDNA 的遗传信息全部来自母本,由卵细胞传递给后代,随细胞质进行,被认为属于典型的母系遗传,又称核外遗传,父系 mtDNA 的遗传贡献一般可忽略 (Bresch et al., 1984),头足类也是如此。Daniel 等 (1968) 推测在受精过程中由精子带入受精卵的少量父本 mtDNA,在最初的几次卵裂过程中随着父本线粒体的崩解而降解。这样一个个体就能代表一个母系集团,只需少量材料就能反映群体的遗传结构,可缩减用于检测的有效种群的大小,提高对遗传漂变的敏感性,便于进行群体分析。但 Zouros 等 (1994) 报道在部分软体动物 mtDNA 中存在两套基因(父系和母系)。

### 1.3.4 无异质性

一般来说,mtDNA 存在于动物机体的各组织器官内,且个体内的 mtDNA 具有高度的均一性,一般无组织特异性,同一个体的不同组织的 mtDNA 是高度一致的。



Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库